

UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ

FERNANDA DE SOUZA CARON

O SINAL FILOGENÉTICO EM TAXAS DE DIVERSIFICAÇÃO

CURITIBA

2020

FERNANDA DE SOUZA CARON

O SINAL FILOGENÉTICO EM TAXAS DE DIVERSIFICAÇÃO

Monografia apresentada ao Departamento de Zoologia, Universidade Federal do Paraná, como requisito parcial à obtenção do título de Bacharel em Ciências Biológicas.

Orientador: Prof. Dr. Marcio R. Pie.

CURITIBA
2020

AGRADECIMENTOS

Agradeço aos meus pais, por sempre me apoiarem em todas as minhas decisões e sempre me encorajarem a ir atrás daquilo que eu desejo. Sempre me incentivaram e trabalharam muito para me dar uma educação de qualidade e oportunidade para me dedicar aos estudos. Sem eles eu não estaria aqui hoje fazendo o que eu amo. Amo vocês.

A minha amiga Gisele, por estar ao meu lado ao longo de toda a graduação, sempre me ajudando nos piores momentos e aproveitando comigo tudo o que esse curso nos trouxe. Você fez esses anos serem muito melhores e eu não poderia desejar uma pessoa melhor para passar esses momentos ao meu lado. Obrigada por tudo e sempre conte comigo.

A todos os professores que passaram pela minha vida escolar e acadêmica e que tanto me inspiraram a sempre buscar conhecimento e a me tornar uma pessoa melhor. Minha paixão pelos estudos é tão grande por todas as pessoas maravilhosas que me deram apoio e sempre acreditaram em mim. Levo comigo todo o ensinamento que me passaram e toda a gratidão por ter tido professores tão fascinantes.

Por fim, agradeço ao meu orientador Marcio R. Pie por me ajudar a começar minha vida acadêmica. Você me inspira a sempre ser uma pesquisadora e pessoa melhor. Obrigada por me mostrar um mundo novo e maravilhoso dentro da biologia e me fazer apaixonar cada dia mais pelo que eu faço, podendo ter a certeza de que eu estou na profissão certa. Obrigada por todas as oportunidades incríveis que me dá, por sempre confiar em mim, sempre estar ao meu lado e, mais do que tudo, por me ajudar a enfrentar meus medos. Espero um dia ser metade do pesquisador que você é.

“The scientist does not study nature because it is useful; he studies it because he delights in it, and he delights in it because it is beautiful. If nature was not beautiful, it would not be worth knowing, and if nature was not worth knowing, life would not be worth living.”

— Jules Henri Poincaré

RESUMO

Hipóteses para explicar as causas dos gradientes de diversidade têm cada vez mais focado nos fatores que realmente mudam o número das espécies, isto é, especiação, extinção e dispersão. Uma suposição comum de muitas dessas hipóteses é que deve haver sinal filogenético nas taxas de diversificação, embora essa suposição raramente tenha sido testada explicitamente. Neste estudo, foi compilado um grande conjunto de dados incluindo 328.219 espécies de plantas, mamíferos, anfíbios e squamata para avaliar o nível de sinal filogenético em suas taxas de diversificação. Sinal filogenético significativo foi detectado em todos os conjuntos de dados, exceto para os squamata, sugerindo não apenas que clados proximalmente relacionados podem compartilhar taxas de diversificação semelhantes, mas também que o nível de sinal filogenético pode variar consideravelmente entre eles. Além disso, houve diferenças intrigantes entre os táxons na taxa de declínio na autocorrelação filogenética ao longo do tempo, ressaltando a existência de padrões táxon- específicos de autocorrelação filogenética. Esses resultados têm implicações importantes para o desenvolvimento de modelos mais realistas de diversificação de espécies.

Palavras-chave: Gradientes de diversidade. Extinção. Conservadorismo de nicho. Especiação.

ABSTRACT

Hypotheses to explain the causes of diversity gradients have increasingly focused on the factors that actually change species numbers, namely speciation, extinction and dispersal. A common assumption of many of these hypotheses is that there should be phylogenetic signal in diversification rates, yet this assumption has rarely been tested explicitly. In this study, we compile a large data set including 328,219 species of plants, mammals, amphibians, and squamates to assess the level of phylogenetic signal in their diversification rates. Significant phylogenetic signal was detected in all data sets, except for squamates, suggesting not only that closely related clades indeed might share similar diversification rates, but also that the level of phylogenetic signal might vary considerably between them. Moreover, there were intriguing differences among taxa in the rate of decay in phylogenetic autocorrelation over time, underscoring the existence of taxon-specific patterns of phylogenetic autocorrelation. These results have important implications for the development of more realistic models of species diversification.

Keywords: Diversity gradients. Extinction. Niche conservatism. Speciation.

LISTA DE FIGURAS

- FIGURA 1 — Distribuição filogenética das taxas de diversificação em plantas, mamíferos, squamata e anfíbios. As taxas foram reescaladas para um máximo de 1 para facilitar a visualização. As extremidades das árvores correspondem às famílias e as barras à direita representam as taxas de diversificação..... 14
- FIGURA 2 — Correlogramas indicando o nível de autocorrelação filogenética de taxas de diversificação em plantas (a), squamata (b), mamíferos (c) e anfíbios (d). As linhas em azul correspondem a autocorrelação estimada, enquanto as linhas verdes indicam o intervalo de confiança superior e inferior. Diferentes linhas indicam estimativas baseadas em topologias subjacentes alternativas. Veja o texto para detalhes..... 15

LISTA DE TABELAS

TABELA 1 — Estimativas do sinal filogenético das taxas de diversificação baseadas no λ de Pagel.....	14
--	----

SUMÁRIO

1.	INTRODUÇÃO.....	9
2.	MATERIAIS E MÉTODOS.....	11
3.	RESULTADOS	12
4.	DISCUSSÃO.....	14
	REFERÊNCIAS	15
	ANEXO 1 – RIQUEZA DE ESPÉCIES PARA OS CLADOS ESTUDADOS	19
	ANEXO 2 – ARTIGO PUBLICADO RESULTANTE DA PESQUISA DO PRESENTE PROJETO	45

1. INTRODUÇÃO

Uma das principais propriedades da vida na Terra é sua distribuição desigual, tanto no espaço quanto entre as linhagens. Geograficamente, a riqueza de espécies tende a estar concentrada em latitudes mais baixas (HILLEBRAND, 2004; WILLIG, KAUFMANN & STEVENS, 2003), uma tendência que esteve presente durante os intervalos do Paleozoico e nos últimos 30 milhões de anos (MANNION et al., 2014). Curiosamente, diferenças substanciais na riqueza de espécies podem ocorrer em ambientes semelhantes (também conhecidas como "anomalias de diversidade" sensu RICKLEFS & LATHAM, 1993), como a diferença na riqueza de espécies entre comunidades de manguezais no Indo-Oeste do Pacífico e nas regiões do Atlântico/Caribe (RICKLEFS & LATHAM, 1993) e a maior diversidade dentro de gêneros disjuntos de angiospermas no leste da Ásia em comparação ao leste da América do Norte (QIAN & RICKLEFS, 2000). Taxonomicamente, alguns clados costumam ser responsáveis por uma parcela desproporcionalmente grande da riqueza de espécies em qualquer táxon, como Phyllostomidae entre morcegos (JONES, BININDA-EMONDS & GITTLEMAN, 2005), besouros entre insetos (FARRELL, 1998) e angiospermas entre plantas (DAVIES et al., 2004). Por outro lado, alguns clados permanecem como relictos antigos, pobres em espécies, como *Amborella trichopoda* (BAILL.), o grupo irmão de todas as outras plantas com flores, e *Mastotermes darwiniensis* (FROGGATT, 1897), o grupo irmão de todos os outros cupins (GRANDCOLAS, NATTIER & TREWICK, 2014; ver também PIE & FEITOSA, 2016). Embora a compreensão dessas discrepâncias seja um tema importante na biologia evolutiva, apenas recentemente estudos focaram em hipóteses que são explicitamente baseadas nos mecanismos que realmente mudam os números das espécies, sendo eles, especiação, extinção e dispersão (RICKLEFS, 2006; WIENS et al., 2006).

Uma abordagem comum para o estudo da diversificação de linhagens é o uso de modelos de taxas iguais de Markov (ERM – Equal Rates Markov), sob os quais as taxas instantâneas de diversificação (especiação menos extinção) são iguais para todas as linhagens dentro de um clado em evolução (HEARD & MOOERS, 2002). Devido à variação estocástica nas taxas de diversificação realizadas, os modelos ERM podem levar a árvores de muitas formas e tamanhos (HEARD & MOOERS, 2002), as quais emulam uma variedade de padrões encontrados em clados reais (MOOERS & HEARD, 1997). No entanto, uma limitação importante dos modelos ERM é que eles

mostram uma variação consideravelmente menor na riqueza entre os clados do que o que é encontrado nas filogenias reais (ver HEARD & MOOERS (2002) e referências incluídas). Tal discrepância poderia ser amenizada permitindo que as taxas de especiação evoluíssem ao longo do tempo e com as diferenças resultantes sendo herdadas pelas linhagens descendentes (HEARD, 1996), embora este mecanismo raramente tenha sido testado com conjuntos de dados reais. Harvey, Nee, Mooers e Partridge (1991) foram os primeiros a avaliar essa possibilidade examinando se o mais curto dos dois ramos descendentes de um único ancestral comum tende, por sua vez, a levar a ramos descendentes mais curtos ("herdabilidade do comprimento do ramo") e encontraram evidências significativas para este efeito com base na filogenia aviária de Sibley e Ahlquist (1990). O único estudo adicional para testar a herdabilidade do comprimento do ramo foi realizado por Savolainen, Heard, Powell, Davies e Mooers (2002) e mostrou resultados semelhantes para bactérias, fungos, orquídeas, monocotiledôneas e angiospermas. Embora esses resultados sejam sugestivos, eles levam em consideração apenas informações mínimas sobre a árvore e ignoram a riqueza de espécies associadas a cada terminal nas filogenias estudadas. Neste estudo, a hipótese de sinal filogenético em taxas de diversificação é testada usando um método rigoroso baseado em modelo. Fortes evidências de sinal podem sugerir que a herança das taxas de diversificação pode ser um fenômeno geral.

2. MATERIAIS E MÉTODOS

Informações sobre relações filogenéticas e riqueza de espécies foram compiladas para plantas com sementes, mamíferos, squamata e anfíbios, com as análises combinadas envolvendo mais de 329.737 espécies. As relações entre famílias de plantas foram obtidas de Qian e Zhang (2014), que por si só foi baseado em esforços anteriores (DAVIES et al., 2004; ZANNE et al., 2014), enquanto os dados de riqueza de espécies foram baseados em The Plant List (2013). Houve pequenas inconsistências entre suas respectivas taxonomias, mas as análises de sensibilidade indicam que essas diferenças não afetariam as conclusões. Relações filogenéticas de mamíferos e dados de riqueza de espécies foram obtidos de Bininda-Emonds et al. (2007). As relações filogenéticas de anfíbios e os dados de riqueza de espécies foram baseados em Jetz e Pyron (2018). Por fim, as relações filogenéticas e a riqueza de espécies de famílias de squamata foram obtidas de Tonini, Beard, Ferreira, Jetz e Pyron (2016). Os dados de riqueza de espécies são fornecidos no Anexo 1.

Em cada conjunto de dados, a árvore foi podada de forma que apenas um representante de cada família estivesse presente. A taxa de diversificação correspondente foi estimada pelo logaritmo natural do número atual de espécies em cada táxon, dividido por sua respectiva idade do ramo (MAGALLÓN & SANDERSON, 2001; RAUP, 1985). Este procedimento assume que a taxa de extinção é zero, o que definitivamente não é verdade, mas deve fornecer uma primeira aproximação razoável, particularmente dadas as dificuldades inerentes em estimar as taxas de extinção. A extensão do sinal filogenético no conjunto de dados foi avaliada usando o parâmetro λ de Pagel (1999) e testada usando testes de razão de verossimilhança usando o pacote phytools 0,6-60 (REVELL, 2012) em R 3.5.3 (R CORE TEAM, 2019). Além disso, foi calculada como a autocorrelação filogenética variou ao longo do tempo evolutivo nos táxons estudados, computando correlogramas com base no I de Moran, conforme implementado na função do phyloCorrelogram no pacote phylosignal 1.3 (KECK et al., 2016) no R 3.5.3 (R CORE TEAM, 2019). Dado que uma amostra maior de topologias possíveis estava disponível no caso de mamíferos, squamata e anfíbios, todo o processo foi repetido para cada uma das 1.000 árvores em cada análise. É importante notar que cada estimativa da taxa de diversificação líquida não é instantânea, mas sim uma média através de todo o ramo terminal. Embora a violação dessa suposição possa potencialmente levar à perda de precisão em nas estimativas, os efeitos resultantes provavelmente não mudarão as conclusões.

3. RESULTADOS

Houve variação considerável nas taxas de diversificação entre as linhagens (FIGURA 1), com suporte estatisticamente significativo para o sinal filogenético nas taxas de diversificação em todos os conjuntos de dados, exceto para squamata (TABELA 1). O maior valor de λ foi encontrado em anfíbios ($\lambda = 0,61$), enquanto o menor foi encontrado em squamata ($\lambda = 0,01$; TABELA 1). Padrões semelhantes foram detectados nos correlogramas estimados, apesar da variação entre as topologias (FIGURA 2).

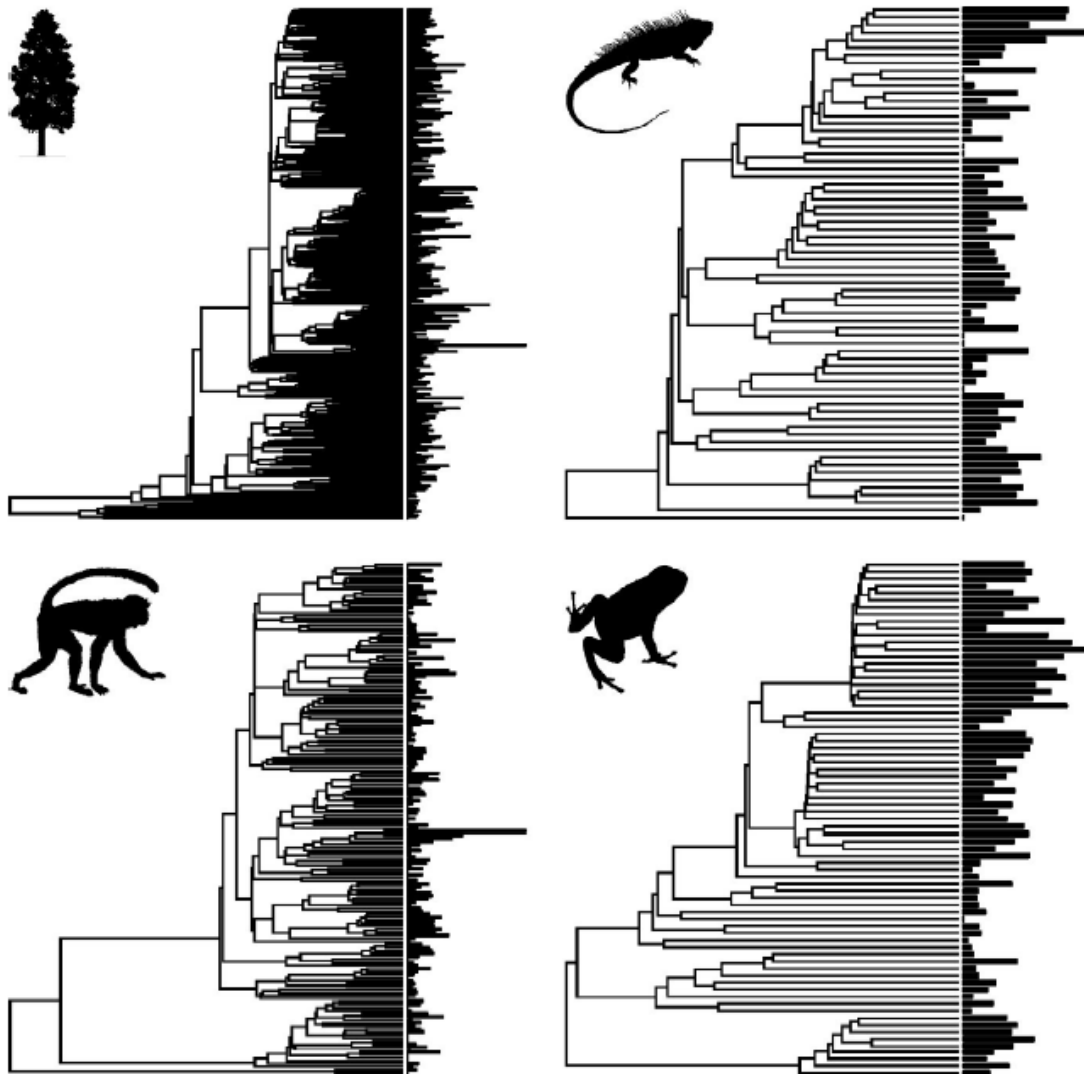


Figura 1. Distribuição filogenética das taxas de diversificação em plantas, mamíferos, squamata e anfíbios. As taxas foram reescaladas para um máximo de 1 para facilitar a visualização. As extremidades das árvores correspondem às famílias e as barras à direita representam as taxas de diversificação.

Tabela 1. Estimativas do sinal filogenético das taxas de diversificação baseadas no λ de Pagel.

Táxon	Número total de espécies	λ	logL0	logL
Anfíbios	7.238	0,61 (0,53-0,70)	179,5505 (172,3845/187,4458)	186,197 (179,4412/193,1349)
Mamíferos	5.832	0,52 (0,43-0,60)	191,6083 (136,1059/217,8352)	196,0943 (141,5353/221,7816)
Traqueófitas	305.394	0,47 (0,48-0,46)	646,8349 (633,0166/660,6532)	674,8261 (660,309/689,3432)
Squamata	9.755	0,01 (0,0001-0,20)	146,0269 (136,9104/155,6151)	146,024 (136,9094/155,6143)

NOTA: No caso dos anfíbios, mamíferos e squamata, as estimativas foram repetidas para cada 1000 topologias pós-burnin e as estimativas dos parâmetros e verossimilhanças são providas como médias, seguidas por intervalos de credibilidade de 95% entre parênteses.

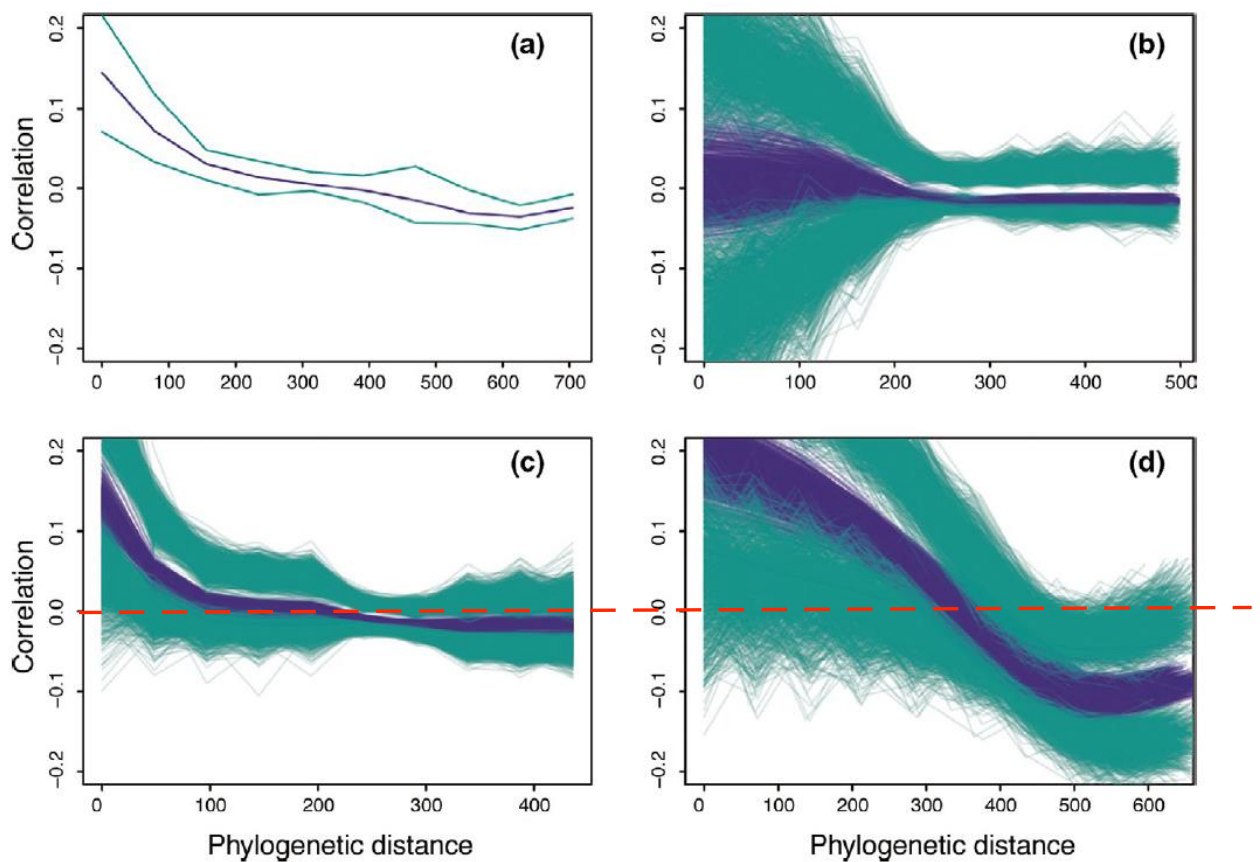


Figura 2. Correlogramas indicando o nível de autocorrelação filogenética de taxas de diversificação em plantas (a), squamata (b), mamíferos (c) e anfíbios (d). As linhas em azul correspondem a autocorrelação estimada, enquanto as linhas verdes indicam o intervalo de confiança superior e inferior. Diferentes linhas indicam estimativas baseadas em topologias subjacentes alternativas. Veja o texto para detalhes.

4. DISCUSSÃO

Esses resultados são amplamente consistentes com os de Harvey et al. (1991) para pássaros e Savolainen et al. (2002) para angiospermas, embora tenham usado uma abordagem completamente diferente. Dado que esses resultados parecem robustos, devemos nos perguntar por que as linhagens deveriam apresentar taxas de diversificação filogeneticamente autocorrelacionadas. Savolainen et al. (2002) forneceu duas classes de explicação possível. A primeira envolve fatores biogeográficos: se a dispersão a longa distância for rara, o habitat é geralmente hereditário e pode incluir condições que podem promover a diversificação de maneira diferenciada. Alternativamente, as taxas de diversificação podem ser influenciadas por características nas próprias espécies, como taxas de mutação (LANFEAR et al., 2010) e tamanhos da distribuição (WALDRON, 2007). Discriminar as contribuições relativas dessas duas classes de mecanismos é desafiador, principalmente porque as ferramentas analíticas para realizar esse tipo de tarefa só se tornaram disponíveis recentemente (por exemplo, FRECKLETON & JETZ, 2009). Além disso, é importante notar que a extinção filogeneticamente padronizada também pode contribuir para os padrões observados. Por exemplo, foi demonstrado recentemente que o risco de extinção atual é influenciado pela história filogenética em anfíbios (COREY & WAITE, 2008) e pássaros (THOMAS, 2008, mas ver JETZ et al. 2014), mas não em felídeos (DINIZ-FILHO, 2004). Esses mecanismos alternativos são particularmente relevantes dada a considerável variação no sinal filogenético entre os táxons (FIGURAS 1 e 2). Discriminar explicações "intrínsecas" e "extrínsecas" para a autocorrelação filogenética em taxas de especiação e extinção é certamente um grande desafio para estudos futuros.

Uma implicação importante para os resultados do presente estudo está relacionada à possibilidade de "species sorting" ou seleção a nível de clado (ELDREDGE, 1989; STANLEY, 1975; VRBA, 1984; Ver RABOSKY & MCCUNE (2010) para uma revisão). Em particular, as diferenças entre os clados em sua propensão a se especiar ou se extinguir são um pré-requisito para a evolução acima do nível de espécie (WILLIAMS, 1992). À medida que novas e mais abrangentes filogenias se tornam cada vez mais disponíveis, será possível investigar a escala temporal em que a autocorrelação filogenética na diversificação é detectada, bem como desenvolver modelos mais mecanicistas de diversificação de linhagens.

REFERÊNCIAS

- BININDA-EMONDS, O. R.; CARDILLO, M.; JONES, K. E.; MACPHEE, R. D.; BECK, R. M.; GRENYER, R.; PRICE, S. A.; VOS, R. A.; GITTLEMAN, J. L.; PURVIS, A. The delayed rise of present-day mammals. **Nature**, v. 446, p. 507-512, 2007.
- COREY, S. J.; WAITE, T. A. Phylogenetic autocorrelation of extinction threat in globally imperilled amphibians. **Diversity and Distributions**, v. 14, p. 614-629, 2008.
- DAVIES, T. J.; BARRACLOUGH, T. G.; CHASE, M. W.; SOLTIS, P. S.; SOLTIS, D. E.; SAVOLAINEN, V. Darwin's abominable mystery: Insights from a supertree of the angiosperms. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 101, p.1904–1909, 2004.
- DINIZ-FILHO, J. A. F. Phylogenetic autocorrelation analysis of extinction risks and the loss of evolutionary history in Felidae (Carnivora: Mammalia). **Evolutionary Ecology**, v. 18, p. 273–282, 2004.
- ELDREDGE, N. **Macroevolutionary dynamics: Species, niches, and adaptive peaks**. New York, NY: McGraw-Hill, 1989.
- FARRELL, B. D. "Inordinate fondness" explained: Why are there so many beetles? **Science**, v. 281, p. 555–559, 1998.
- FRECKLETON, R. P.; JETZ, W. Space versus phylogeny: Disentangling phylogenetic and spatial signals in comparative data. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 276, p. 21–30, 2009.
- GRANDCOLAS, R.; NATTIER, R.; TREWICK, S. Relict species: A relict concept? **Trends in Ecology and Evolution**, v. 29, p. 655–663, 2014.
- HARVEY, P. H.; NEE, S.; MOOERS, A. Ø.; PARTRIDGE, L. These hierarchical views of life: Phylogenies and metapopulations. In: BERRY, R. J.; CRAWFORD, T. J.; HEWITT, G. M. (Ed.), **Genes in ecology: The 33rd symposium of the British Ecological Society**. Oxford, UK: Blackwell Scientific, 1991. p. 123–137.
- HEARD, S. B. Patterns in phylogenetic tree balance with variable and evolving speciation rates. **Evolution**, v. 50, p. 2141–2148, 1996.
- HEARD, S. B.; MOOERS, A. Ø. Signatures of random and selective mass extinctions in phylogenetic tree balance. **Systematic Biology**, v. 51, p. 889–897, 2002.
- HILLEBRAND, H. On the generality of the latitudinal diversity gradient. **The American Naturalist**, v. 163, p. 192–211, 2004.
- JETZ, W.; PYRON, R. A. The interplay of past diversification and evolutionary isolation with present imperilment across the amphibian tree of life. **Nature Ecology and Evolution**, v. 2, p. 850–858, 2018.

JETZ, W.; THOMAS, G. H.; JOY, J. B.; REDDING, D. W.; HARTMANN, K.; MOOERS, A. Ø. Global distribution and conservation of evolutionary distinctness in birds. **Current Biology**, v. 24, n. 9, p. 919–930, 2014.

JONES, K. E.; BININDA-EMONDS, O. R.; GITTLEMAN, J. L. Bats, clocks, and rocks: Diversification patterns in Chiroptera. **Evolution**, v. 59, p. 2243–2255, 2005.

KECK, F.; RIMET, F.; BOUCHEZ, A.; FRANC, A. phylosignal: an R package to measure, test, and explore the phylogenetic signal. **Ecology and Evolution**, v. 6, n. 9, p. 2774–2780, 2016.

LANFEAR, R.; HO, S. Y. W.; LOVE, D.; BROMHAM, L. Mutation rate is linked to diversification in birds. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 107, p. 20423–20428, 2010.

MAGALLON, S.; SANDERSON, M. J. Absolute diversification rates in angiosperm clades. **Evolution**, v. 55, p. 1762–1780, 2001.

MANNION, P. D.; UPCHURCH, P.; BENSON, R. B.; GOSWAMI, A. The latitudinal biodiversity gradient through deep time. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 29, p. 42–50, 2014.

MOOERS, A. Ø.; HEARD, S. B. Inferring evolutionary process from phylogenetic tree shape. **The Quarterly Review of Biology**, v. 72, p. 31–54, 1997.

PAGEL, M. Inferring the historical patterns of biological evolution. **Nature**, v. 401, p. 877–884, 1999.

PIE, M. R.; FEITOSA, R. M. Relictual ant lineages (Hymenoptera: Formicidae) and their evolutionary implications. **Myrmecological News**, v. 22, p. 55–58, 2016.

QIAN, H.; RICKLEFS, R. E. Large-scale processes and the Asian bias in species diversity of temperate plants. **Nature**, v. 407, p. 180–182, 2000.

QIAN, H.; ZHANG, J. Using an updated time-calibrated family-level phylogeny of seed plants to test for non-random patterns of life forms across the phylogeny. **Journal of Systematics and Evolution**, v. 52, p. 423–430, 2014.

R CORE TEAM. **R: A language and environment for statistical computing**. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing, 2019. Disponível em: <<https://www.R-project.org/>>.

RABOSKY, D. L.; MCCUNE, A. R. Reinventing species selection with molecular phylogenies. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 25, p. 68–74, 2010.

RAUP, D. M. Mathematical models of cladogenesis. **Paleobiology**, v. 11, p. 42–52, 1985.

REVELL, L. J. phytools: An R package for phylogenetic comparative biology (and other things). **Methods in Ecology and Evolution**, v. 3, p. 217–223, 2012.

RICKLEFS, R. E. Evolutionary diversification and the origin of the diversity-environment relationship. **Ecology**, v. 87, p. S3–S13, 2006.

RICKLEFS, R. E.; LATHAM, R. E. Global patterns of diversity in mangrove floras. In: RICKLEFS, R. E.; SCHLUTER, D. (Ed.), **Species diversity in ecological communities: Historical and geographical perspectives**. Chicago, IL: University of Chicago Press, 1993. p. 215–229.

SAVOLAINEN, V.; HEARD, S. B.; POWELL, M. P.; DAVIES, T. J.; MOOERS, A. Ø. Is cladogenesis heritable? **Systematic Biology**, v. 51, p. 835–843, 2002.

SIBLEY, C. J.; AHLQUIST, J. E. **Phylogeny and classification of birds: A case study in molecular evolution**. New Haven, CT: Yale University Press, 1990.

STANLEY, S. M. A theory of evolution above the species level. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 72, p. 646–650, 1975.

THE PLANT LIST. 2013. Disponível em: <<http://www.theplantlist.org/>>. Acesso em: 7 abr. 2019.

THOMAS, G. H. Phylogenetic distributions of British birds of conservation concern. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 275, p. 2077–2083, 2008.

TONINI, J. F. R.; BEARD, K. H.; FERREIRA, R. B.; JETZ, W.; PYRON, R. A. Fully-sampled phylogenies of squamates reveal evolutionary patterns in threat status. **Biological Conservation**, v. 204, p. 23–31, 2016.

VRBA, E. S. What is species selection? **Systematic Zoology**, v. 33, p. 318–328, 1984.

WALDRON, A. Null models of geographic range size evolution reaffirm its heritability. **The American Naturalist**, v. 170, p. 221–231, 2007.

WIENS, J. J.; GRAHAM, C. H.; MOEN, D. S.; SMITH, S. A.; REEDER, T. W. Evolutionary and ecological causes of the latitudinal diversity gradient in hylid frogs: Treefrog trees unearth the roots of high tropical diversity. **The American Naturalist**, v. 168, p. 579–596, 2006.

WILLIAMS, G. C. **Natural selection: Domains, levels, and challenges**. New York, NY: Oxford University Press, 1992.

WILLIG, M. R.; KAUFMANN, D. M.; STEVENS, R. D. Latitudinal gradients of biodiversity: Pattern, process, scale and synthesis. **Annual Review of Ecology, Evolution and Systematic**, v. 34, p. 273–309, 2003.

ZANNE, A. E.; TANK, D. C.; CORNWELL, W. K.; EASTMAN, J. M.; SMITH, S. A.; FITZJOHN, R. G.; MCGLINN, D. J.; O'MEARA, B. C.; MOLES, A. T.; REICH, P. B.;

ROYER, D. L.; SOLTIS, D. E.; STEVENS, P. F.; WESTOBY, M.; WRIGHT, I. J.; AARSEN, L.; BERTIN, R. I.; CALAMINUS, A.; GOVAERTS, R.; HEMMINGS, F.; LEISHMAN, M. R.; OLEKSYN, J.; SOLTIS, P. S.; SWENSON, N. G.; WARMAN, L.; BEAULIEU, J. M. Three keys to the radiation of angiosperms into freezing environments. **Nature**, v. 506, p. 89–92, 2014.

ANEXO 1 – RIQUEZA DE ESPÉCIES PARA OS CLADOS ESTUDADOS

Táxon	Família	Riqueza de espécies
Plantas (agregado)	Acanthaceae	3.947
	Achariaceae	101
	Achatocarpaceae	11
	Acoraceae	2
	Actinidiaceae	176
	Adoxaceae	194
	Aextoxicaceae	1
	Aizoaceae	2.271
	Akaniaceae	2
	Alismataceae	120
	Alseuosmiaceae	6
	Alstroemeriaceae	259
	Altingiaceae	19
	Amaranthaceae	2.052
	Amaryllidaceae	2.258
	Amborellaceae	1
	Anacampserotaceae	58
	Anacardiaceae	701
	Anarthriaceae	11
	Ancistrocladaceae	21
	Anisophylleaceae	39
	Annonaceae	2.106
	Aphanopetalaceae	2
	Aphloiaceae	2
	Apiaceae	3.257
	Apocynaceae	5.556
	Apodanthaceae	26
	Aponogetonaceae	58
	Aquifoliaceae	480
	Araceae	3.368
	Araliaceae	1.533
	Araucariaceae	39
	Arecaceae	2.522
	Argophyllaceae	22
	Aristolochiaceae	624
	Asparagaceae	2.929
	Asteliaceae	37
	Asteraceae	32.913
	Asteropeiaceae	8
	Atherospermataceae	20
	Austrobaileyaceae	1
	Balanopaceae	9

Balanophoraceae	45
Balsaminaceae	488
Barbeuiaceae	1
Barbeyaceae	1
Basellaceae	19
Bataceae	2
Begoniaceae	1.601
Berberidaceae	755
Berberidopsidaceae	2
Betulaceae	234
Biebersteiniaceae	5
Bignoniaceae	852
Bixaceae	23
Blandfordiaceae	4
Bonnetiaceae	36
Boraginaceae	2.686
Boryaceae	12
Brassicaceae	4.060
Bromeliaceae	3.320
Brunelliaceae	60
Bruniaceae	92
Burmanniaceae	163
Burseraceae	649
Butomaceae	2
Buxaceae	122
Byblidaceae	7
Cabombaceae	6
Cactaceae	2.233
Calceolariaceae	281
Calophyllaceae	127
Calycanthaceae	10
Calyceraceae	56
Campanulaceae	2.385
Campynemataceae	4
Canellaceae	21
Cannabaceae	102
Cannaceae	12
Capparaceae	449
Caprifoliaceae	857
Cardiopteridaceae	46
Caricaceae	47
Carlemanniaceae	5
Caryocaraceae	26
Caryophyllaceae	2.456
Casuarinaceae	91
Celastraceae	1.168

Centrolepidaceae	36
Cephalotaceae	1
Ceratophyllaceae	4
Cercidiphyllaceae	2
Chloranthaceae	71
Chrysobalanaceae	535
Circaeasteraceae	2
Cistaceae	201
Cleomaceae	257
Clethraceae	85
Clusiaceae	1.047
Colchicaceae	284
Columelliaceae	8
Combretaceae	480
Commelinaceae	728
Connaraceae	267
Convolvulaceae	1.296
Coriariaceae	16
Cornaceae	124
Corsiaceae	27
Corynocarpaceae	5
Costaceae	139
Crassulaceae	1.482
Crossosomataceae	8
Ctenolophonaceae	2
Cucurbitaceae	965
Cunoniaceae	245
Cupressaceae	166
Curtisiaceae	1
Cycadaceae	92
Cyclanthaceae	231
Cymodoceaceae	16
Cynomoriaceae	1
Cyperaceae	5.784
Cyrillaceae	8
Cytinaceae	11
Daphniphyllaceae	34
Dasypogonaceae	16
Datiscaceae	2
Degeneriaceae	2
Diapensiaceae	12
Dichapetalaceae	196
Didiereaceae	22
Dilleniaceae	219
Dioncophyllaceae	3
Dioscoreaceae	653

Dipentodontaceae	21
Dipterocarpaceae	147
Dirachmaceae	2
Doryanthaceae	2
Droseraceae	189
Drosophyllaceae	1
Ebenaceae	751
Ecdeiocoleaceae	3
Elaeagnaceae	108
Elaeocarpaceae	644
Elatinaceae	57
Emblingiaceae	1
Ephedraceae	70
Ericaceae	3.554
Eriocaulaceae	1.206
Erythroxylaceae	267
Escalloniaceae	55
Eucommiaceae	1
Euphorbiaceae	6.547
Euphroniaceae	4
Eupomatiaceae	3
Eupteleaceae	2
Fabaceae	24.505
Fagaceae	1.101
Flagellariaceae	4
Fouquieriaceae	12
Frankeniaceae	73
Garryaceae	25
Geissolomataceae	1
Gelsemiaceae	13
Gentianaceae	1.682
Geraniaceae	841
Gerrardinaceae	2
Gesneriaceae	3.122
Ginkgoaceae	1
Gisekiaceae	7
Gnetaceae	41
Gomortegaceae	1
Goodeniaceae	329
Goupiaceae	2
Grossulariaceae	195
Grubbiaceae	3
Gunneraceae	69
Gyrostemonaceae	17
Haemodoraceae	101
Halophytaceae	1

Haloragaceae	92
Hamamelidaceae	99
Hanguanaceae	10
Heliconiaceae	204
Helwingiaceae	4
Hernandiaceae	51
Himantandraceae	1
Huaceae	4
Humiriaceae	63
Hydatellaceae	12
Hydnoraceae	10
Hydrangeaceae	237
Hydrocharitaceae	133
Hydroleaceae	11
Hydrostachyaceae	19
Hypericaceae	584
Hypoxidaceae	154
Icacinales	212
Iridaceae	2.315
Irvingiaceae	11
Iteaceae	19
Ixioliriacae	4
Ixonanthaceae	20
Joinvilleaceae	4
Juglandaceae	89
Juncaceae	506
Juncaginaceae	35
Kirkiaceae	5
Koeberliniaceae	2
Krameriaceae	25
Lacistemataceae	13
Lactoridaceae	1
Lamiaceae	7.886
Lanariaceae	1
Lardizabalaceae	37
Lauraceae	2.978
Lecythidaceae	341
Lentibulariaceae	312
Lepidobotryaceae	2
Liliaceae	746
Limeaceae	20
Limnanthaceae	9
Linaceae	213
Linderniaceae	164
Loasaceae	314
Loganiaceae	351

Loranthaceae	886
Lowiaceae	17
Lythraceae	604
Magnoliaceae	250
Malpighiaceae	1.301
Malvaceae	4.465
Marantaceae	569
Marcgraviaceae	137
Martyniaceae	21
Mayacaceae	6
Melanthiaceae	181
Melastomataceae	4.079
Meliaceae	669
Melianthaceae	20
Menispermaceae	448
Menyanthaceae	55
Metteniusaceae	3
Misodendraceae	8
Mitrastemonaceae	2
Molluginaceae	103
Monimiaceae	134
Montiaceae	113
Montiniaceae	4
Moraceae	1.217
Moringaceae	13
Muntingiaceae	3
Musaceae	78
Myodocarpaceae	15
Myricaceae	53
Myristicaceae	170
Myrothamnaceae	2
Myrtaceae	5.970
Nartheciaceae	36
Nelumbonaceae	2
Nepenthaceae	7
Neuradaceae	7
Nitrariaceae	12
Nothofagaceae	38
Nyctaginaceae	450
Nymphaeaceae	70
Ochnaceae	560
Olacaceae	149
Oleaceae	688
Onagraceae	832
Oncothecaceae	1
Opiliaceae	33

Orchidaceae	27.801
Orobanchaceae	1.613
Oxalidaceae	601
Paeoniaceae	36
Pandaceae	17
Pandanaceae	1.062
Papaveraceae	920
Paracryphiaceae	29
Passifloraceae	932
Paulowniaceae	20
Pedaliaceae	67
Penaeaceae	45
Pentadiplandraceae	1
Pentaphragmataceae	2
Pentaphylacaceae	429
Penthoraceae	2
Peridiscaceae	9
Petenaeaceae	1
Petermanniaceae	1
Petrosaviaceae	4
Philesiaceae	2
Philydraceae	6
Phrymaceae	199
Phyllanthaceae	2.099
Phyllonomaceae	5
Physenaceae	2
Phytolaccaceae	62
Picramniaceae	48
Picrodendraceae	96
Pinaceae	255
Piperaceae	2.658
Pittosporaceae	170
Plantaginaceae	1.614
Platanaceae	9
Plocospermataceae	1
Plumbaginaceae	635
Poaceae	11.554
Podocarpaceae	191
Podostemaceae	250
Polemoniaceae	455
Polygalaceae	1.163
Polygonaceae	1.384
Pontederiaceae	33
Portulacaceae	258
Posidoniaceae	10
Potamogetonaceae	186

Primulaceae	2.788
Proteaceae	1.252
Putranjivaceae	216
Quillajaceae	2
Rafflesiaceae	22
Ranunculaceae	2.377
Rapateaceae	95
Resedaceae	51
Restionaceae	482
Rhabdodendraceae	3
Rhamnaceae	839
Rhipogonaceae	6
Rhizophoraceae	142
Roridulaceae	2
Rosaceae	4.828
Rousseaceae	14
Rubiaceae	13.673
Ruppiaceae	8
Rutaceae	1.730
Sabiaceae	116
Salicaceae	1.269
Salvadoraceae	8
Santalaceae	992
Sapindaceae	1.751
Sapotaceae	1.343
Sarcobataceae	2
Sarcolaenaceae	69
Sarraceniaceae	32
Saururaceae	7
Saxifragaceae	775
Scheuchzeriaceae	1
Schisandraceae	73
Schlegeliaceae	43
Schoepfiaceae	51
Sciadopityaceae	1
Scrophulariaceae	1.576
Setchellanthaceae	1
Simaroubaceae	121
Simmondsiaceae	2
Siparunaceae	61
Sladeniaceae	3
Smilacaceae	261
Solanaceae	2.678
Sphaerosepalaceae	20
Sphenocleaceae	2
Stachyuraceae	7

Staphyleaceae	30
Stegnospermataceae	5
Stemonaceae	36
Stemonuraceae	71
Stilbaceae	38
Strasburgeriaceae	2
Strelitziaceae	7
Stylidiaceae	31
Styracaceae	133
Surianaceae	6
Symplocaceae	210
Talinaceae	28
Tamaricaceae	79
Tapisciaceae	6
Taxaceae	31
Tecophilaeaceae	26
Tetracarpaeaceae	1
Tetrachondraceae	3
Tetramelaceae	1
Tetrameristaceae	2
Theaceae	370
Thurniaceae	4
Thymelaeaceae	938
Ticodendraceae	1
Tofieldiaceae	29
Torricelliaceae	8
Tovariaceae	2
Trigoniaceae	32
Triuridaceae	54
Trochodendraceae	2
Tropaeolaceae	89
Typhaceae	65
Ulmaceae	64
Urticaceae	1.465
Vahliaceae	5
Velloziaceae	278
Verbenaceae	1.035
Violaceae	806
Vitaceae	985
Vivianiaceae	16
Vochysiaceae	215
Welwitschiaceae	1
Winteraceae	32
Xanthorrhoeaceae	1.236
Xeronemataceae	2
Xyridaceae	387

	Zamiaceae	216
	Zingiberaceae	1.587
	Zosteraceae	23
	Zygophyllaceae	211
Plantas (dividido)	Acanthaceae	3.947
	Achariaceae	101
	Achatocarpaceae	11
	Acoraceae	2
	Actinidiaceae	176
	Adoxaceae	194
	Aextoxicaceae	1
	Aizoaceae	2.271
	Akaniaceae	2
	Alismataceae	120
	Alseuosmiaceae	6
	Alstroemeriaceae	259
	Altingiaceae	19
	Alzateaceae	1
	Amaranthaceae	2.052
	Amaryllidaceae	2.258
	Amborellaceae	1
	Amphorogynaceae	56
	Anacampserotaceae	58
	Anacardiaceae	701
	Anarthriaceae	11
	Ancistrocladaceae	21
	Anisophylleaceae	39
	Annonaceae	2.106
	Aphanopetalaceae	2
	Aphloiaceae	2
	Apiaceae	3.257
	Apocynaceae	5.556
	Apodanthaceae	26
	Aponogetonaceae	58
	Aptandraceae	30
	Aquifoliaceae	480
	Araceae	3.368
	Araliaceae	1.533
	Araucariaceae	39
	Arecaceae	2.522
	Argophyllaceae	22
	Aristolochiaceae	624
	Asparagaceae	2.929
	Asteliaceae	37
	Asteraceae	32.913
	Asteropeiaceae	8

Atherospermataceae	20
Austrobaileyaceae	1
Balanopaceae	9
Balanophoraceae	45
Balsaminaceae	488
Barbeuiaceae	1
Barbeyaceae	1
Basellaceae	19
Bataceae	2
Begoniaceae	1.601
Berberidaceae	755
Berberidopsidaceae	2
Betulaceae	234
Biebersteiniaceae	5
Bignoniaceae	852
Bixaceae	23
Blandfordiaceae	4
Bonnetiaceae	36
Boraginaceae	2.686
Boryaceae	12
Brassicaceae	4.060
Bromeliaceae	3.320
Brunelliaceae	60
Bruniaceae	92
Burmanniaceae	163
Burseraceae	649
Butomaceae	2
Buxaceae	122
Byblidaceae	7
Cabombaceae	6
Cactaceae	2.233
Caesalpinaceae	2.250
Calceolariaceae	281
Calophyllaceae	127
Calycanthaceae	10
Calyceraceae	56
Campanulaceae	2.385
Campynemataceae	4
Canellaceae	21
Cannabaceae	102
Cannaceae	12
Capparaceae	449
Caprifoliaceae	857
Cardiopteridaceae	46
Caricaceae	47
Carlemanniaceae	5

Caryocaraceae	26
Caryophyllaceae	2.456
Casuarinaceae	91
Celastraceae	1.168
Centrolepidaceae	36
Cephalotaceae	1
Ceratophyllaceae	4
Cercidiphyllaceae	2
Cervantesiaceae	14
Chloranthaceae	71
Chrysobalanaceae	535
Circaeasteraceae	2
Cistaceae	201
Cleomaceae	257
Clethraceae	85
Clusiaceae	1.047
Colchicaceae	284
Columelliaceae	8
Comandraceae	2
Combretaceae	480
Commelinaceae	728
Connaraceae	267
Convolvulaceae	1.296
Coriariaceae	16
Cornaceae	83
Corsiaceae	27
Corynocarpaceae	5
Costaceae	139
Coulaceae	2
Crassulaceae	1.482
Crossosomataceae	8
Crypteroniaceae	12
Ctenolophonaceae	2
Cucurbitaceae	965
Cunoniaceae	245
Cupressaceae	166
Curtisiaceae	1
Cycadaceae	92
Cyclanthaceae	231
Cymodoceaceae	16
Cynomoriaceae	1
Cyperaceae	5.784
Cyrillaceae	8
Cytinaceae	11
Daphniphyllaceae	34
Dasypogonaceae	16

Datisceae	2
Degeneriaceae	2
Diapensiaceae	12
Dichapetalaceae	196
Didiereaceae	22
Dilleniaceae	219
Dioncophyllaceae	3
Dioscoreaceae	653
Dipentodontaceae	21
Dipterocarpaceae	147
Dirachmaceae	2
Doryanthaceae	2
Droseraceae	189
Drosophyllaceae	1
Ebenaceae	751
Ecdeiocoleaceae	3
Elaeagnaceae	108
Elaeocarpaceae	644
Elatinaceae	57
Emblingiaceae	1
Ephedraceae	70
Ericaceae	3.554
Eriocaulaceae	1.206
Erythraliaceae	38
Erythroxylaceae	267
Escalloniaceae	55
Eucommiaceae	1
Euphorbiaceae	6.547
Euphorbiaceae	4
Eupomatiaceae	3
Eupteleaceae	2
Fabaceae	13.800
Fagaceae	1.101
Flagellariaceae	4
Fouquieriaceae	12
Frankeniaceae	73
Garryaceae	25
Geissolomataceae	1
Gelsemiaceae	13
Gentianaceae	1.682
Geraniaceae	841
Gerrardinaceae	2
Gesneriaceae	3.122
Ginkgoaceae	1
Gisekiaceae	7
Gnetaceae	41

Gomortegaceae	1
Goodeniaceae	329
Goupiaceae	2
Griselinaceae	7
Grossulariaceae	195
Grubbiaceae	3
Gunneraceae	69
Gyrostemonaceae	17
Haemodoraceae	101
Halophytaceae	1
Haloragaceae	92
Hamamelidaceae	99
Hanguanaceae	10
Heliconiaceae	204
Helwingiaceae	4
Hernandiaceae	51
Himantandraceae	1
Huaceae	4
Humiriaceae	63
Hydatellaceae	12
Hydnoraceae	10
Hydrangeaceae	237
Hydrocharitaceae	133
Hydroleaceae	11
Hydrostachyaceae	19
Hypericaceae	584
Hypoxidaceae	154
Icacinales	212
Iridaceae	2.315
Irvingiaceae	11
Iteaceae	19
Ixioliriacae	4
Ixonanthaceae	20
Joinvilleaceae	4
Juglandaceae	89
Juncaceae	506
Juncaginaceae	35
Kirkiaceae	5
Koeberliniaceae	2
Krameriaceae	25
Lacistemataceae	13
Lactoridaceae	1
Lamiaceae	7.886
Lanariaceae	1
Lardizabalaceae	37
Lauraceae	2.978

Lecythidaceae	341
Lentibulariaceae	312
Lepidobotryaceae	2
Liliaceae	746
Limeaceae	20
Limnanthaceae	9
Linaceae	213
Linderniaceae	164
Loasaceae	314
Loganiaceae	351
Loranthaceae	886
Lowiaceae	17
Lythraceae	604
Magnoliaceae	250
Malpighiaceae	1.301
Malvaceae	4.465
Marantaceae	569
Marcgraviaceae	137
Martyniaceae	21
Mayacaceae	6
Mazaceae	30
Melanthiaceae	181
Melastomataceae	4.079
Meliaceae	669
Melianthaceae	20
Menispermaceae	448
Menyanthaceae	55
Metteniusaceae	3
Mimosaceae	3.270
Misodendraceae	8
Mitrastemonaceae	2
Molluginaceae	103
Monimiaceae	134
Montiaceae	113
Montiniaceae	4
Moraceae	1.217
Moringaceae	13
Muntingiaceae	3
Musaceae	78
Myodocarpaceae	15
Myricaceae	53
Myristicaceae	170
Myrothamnaceae	2
Myrtaceae	5.970
Nanodeaceae	1
Nartheciaceae	36

Nelumbonaceae	2
Nepenthaceae	7
Neuradaceae	7
Nitrariaceae	12
Nothofagaceae	38
Nyctaginaceae	450
Nymphaeaceae	70
Nyssaceae	34
Ochnaceae	560
Octoknemaceae	7
Olacaceae	38
Oleaceae	688
Onagraceae	832
Oncothecaceae	1
Opiliaceae	33
Orchidaceae	27.801
Orobanchaceae	1.613
Oxalidaceae	601
Paeoniaceae	36
Pandaceae	17
Pandanaceae	1.062
Papaveraceae	920
Paracryphiaceae	29
Passifloraceae	932
Paulowniaceae	20
Pedaliaceae	67
Penaeaceae	32
Pentadiplandraceae	1
Pentaphragmataceae	2
Pentaphylacaceae	429
Penthoraceae	2
Peridiscaceae	9
Petenaeaceae	1
Petermanniaceae	1
Petrosaviaceae	4
Philesiaceae	2
Philydraceae	6
Phrymaceae	169
Phyllanthaceae	2.099
Phyllonomaceae	5
Physenaceae	2
Phytolaccaceae	62
Picramniaceae	48
Picrodendraceae	96
Pinaceae	255
Piperaceae	2.658

Pittosporaceae	170
Plantaginaceae	1.614
Platanaceae	9
Plocospermataceae	1
Plumbaginaceae	635
Poaceae	11.554
Podocarpaceae	191
Podostemaceae	250
Polemoniaceae	455
Polygalaceae	1.163
Polygonaceae	1.384
Pontederiaceae	33
Portulacaceae	258
Posidoniaceae	10
Potamogetonaceae	186
Primulaceae	2.788
Proteaceae	1.252
Putranjivaceae	216
Quillajaceae	2
Rafflesiaceae	22
Ranunculaceae	2.377
Rapateaceae	95
Resedaceae	51
Restionaceae	482
Rhabdodendraceae	3
Rhamnaceae	839
Rhipogonaceae	6
Rhizophoraceae	142
Roridulaceae	2
Rosaceae	4.828
Rousseaceae	14
Rubiaceae	13.673
Ruppiaceae	8
Rutaceae	1.730
Sabiaceae	116
Salicaceae	1.269
Salvadoraceae	8
Santalaceae	62
Sapindaceae	1.751
Sapotaceae	1.343
Sarcobataceae	2
Sarcolaenaceae	69
Sarraceniaceae	32
Saururaceae	7
Saxifragaceae	775
Scheuchzeriaceae	1

Schisandraceae	73
Schlegeliaceae	43
Schoepfiaceae	51
Sciadopityaceae	1
Scrophulariaceae	1.576
Setchellanthaceae	1
Simaroubaceae	121
Simmondsiaceae	2
Siparunaceae	61
Sladeniaceae	3
Smilacaceae	261
Solanaceae	2.678
Sphaerosepalaceae	20
Sphenocleaceae	2
Stachyuraceae	7
Staphyleaceae	30
Stegnospermataceae	5
Stemonaceae	36
Stemonuraceae	71
Stilbaceae	38
Strasburgeriaceae	2
Strelitziaceae	7
Strombosiaceae	18
Stylidiaceae	31
Styracaceae	133
Surianaceae	6
Symplocaceae	210
Talinaceae	28
Tamaricaceae	79
Tapisciaceae	6
Taxaceae	31
Tecophilaeaceae	26
Tetracarpaeaceae	1
Tetrachondraceae	3
Tetramelaceae	1
Tetrameristaceae	2
Theaceae	370
Thesiaceae	316
Thurniaceae	4
Thymelaeaceae	938
Ticodendraceae	1
Tofieldiaceae	29
Torricelliaceae	8
Tovariaceae	2
Trigoniaceae	32
Triuridaceae	54

	Trochodendraceae	2
	Tropaeolaceae	89
	Typhaceae	65
	Ulmaceae	64
	Unplaced genus (Brachynema)	2
	Urticaceae	1.465
	Vahliaceae	5
	Velloziaceae	278
	Verbenaceae	1.035
	Violaceae	806
	Viscaceae	529
	Vitaceae	985
	Vivianiaceae	16
	Vochysiaceae	215
	Welwitschiaceae	1
	Winteraceae	32
	Xanthorrhoeaceae	1.236
	Xeronemataceae	2
	Ximeniaceae	13
	Xyridaceae	387
	Zamiaceae	216
	Zingiberaceae	1.587
	Zosteraceae	23
	Zygophyllaceae	211
Squamata	Acrochordidae	3
	Agamidae	448
	Amphisbaenidae	171
	Anguidae	124
	Aniliidae	1
	Anniellidae	6
	Anomalepididae	18
	Bipedidae	3
	Blanidae	7
	Boidae	29
	Bolyeriidae	2
	Cadeidae	2
	Calabariidae	1
	Candoiidae	5
	Carphodactylidae	30
	Chamaeleonidae	200
	Charinidae	7
	Colubridae	1.819
	Cordylidae	66
	Corytophanidae	9
	Crotaphytidae	12
	Cylindrophiiidae	13

Dactyloidae	395
Dibamidae	23
Diplodactylidae	130
Elapidae	357
Erycidae	12
Eublepharidae	33
Gekkonidae	1.022
Gerrhopilidae	18
Gerrhosauridae	37
Gymnophthalmidae	246
Helodermatidae	2
Homalopsidae	53
Hoplocercidae	16
Iguanidae	42
Lacertidae	322
Lamprophiidae	300
Lanthanotidae	1
Leiocephalidae	29
Leiosauridae	33
Leptotyphlopidae	118
Liolaemidae	288
Loxocemidae	1
Micrelapidae	5
Opluridae	7
Pareatidae	17
Phrynosomatidae	148
Phyllodactylidae	134
Polychrotidae	7
Pygopodidae	44
Pythonidae	40
Rhineuridae	1
Sanziniidae	4
Scincidae	1.584
Shinisauridae	1
Sphaerodactylidae	209
Sphenodontidae	1
Teiidae	134
Trogonophiidae	6
Tropidophiidae	34
Tropiduridae	125
Tupinambidae	12
Typhlopidae	261
Uropeltidae	54
Varanidae	77
Viperidae	329
Xantusiidae	34

	Xenodermatidae	18
	Xenopeltidae	2
	Xenophidiidae	2
	Xenosauridae	10
	Xenotyphlopidae	1
Mamíferos	Abrocomidae	9
	Acrobatidae	2
	Ailuridae	1
	Anomaluridae	7
	Antilocapridae	4
	Aotidae	11
	Aplodontiidae	1
	Archaeolemuridae	3
	Atelidae	28
	Balaenidae	4
	Balaenopteridae	8
	Bathyergidae	15
	Bovidae	161
	Bradypodidae	4
	Burramyidae	5
	Caenolestidae	7
	Callitrichidae	41
	Calomyscidae	21
	Camelidae	10
	Canidae	41
	Castoridae	3
	Caviidae	21
	Cebidae	22
	Cercopithecidae	134
	Cervidae	77
	Chaeropodidae	1
	Cheirogaleidae	32
	Chinchillidae	7
	Chrysochloridae	21
	CingulataFam	39
	Cistugidae	2
	Craseonycteridae	1
	Cricetidae	695
	Ctenodactylidae	5
	Ctenomyidae	60
	Cuniculidae	2
	Cyclopedidae	1
	Cynocephalidae	2
	Dasyproctidae	15
	Dasyuridae	72
	Daubentoniidae	2

Delphinidae	36
Diatomyidae	1
Didelphidae	97
Dinomyidae	1
Dipodidae	51
Diprotodontidae	4
Dugongidae	2
Echimyidae	116
Elephantidae	12
Emballonuridae	53
Equidae	12
Erethizontidae	16
Erinaceidae	24
Eschrichtiidae	1
Eupleridae	10
Felidae	46
Furipteridae	2
Galagidae	17
Geomyidae	36
Giraffidae	2
Gliridae	29
Gomphotheriidae	2
Herpestidae	35
Heteromyidae	59
Hippopotamidae	6
Hipposideridae	82
Hominidae	10
Hyaenidae	4
Hylobatidae	16
Hypsiprymnodontidae	2
Hystricidae	13
Indriidae	19
Iniidae	3
Lemuridae	23
Lepilemuridae	26
Leporidae	63
Lorisidae	12
Macrauchenidae	2
Macropodidae	91
Macroscelididae	19
Mammutidae	1
Manidae	9
Megadermatidae	5
Megaladapidae	3
Megalonychidae	13
Megatheriidae	3

Mephitidae	13
Microbiotheriidae	1
Miniopteridae	23
Molossidae	103
Monodontidae	2
Mormoopidae	12
Moschidae	7
Muridae	737
Mustelidae	64
Myodontidae	8
Myrmecobiidae	1
Myrmecophagidae	3
Mystacinidae	2
Myzopodidae	2
Nandiniidae	1
Natalidae	10
Neobalaenidae	1
Nesomyidae	64
Nesophontidae	7
Noctilionidae	2
Nothrotheridae	2
Notoryctidae	2
Nycteridae	16
Ochotonidae	30
Octodontidae	14
Odobenidae	1
Ornithorhynchidae	1
Orycteropodidae	1
Otariidae	17
Palaeopropithecidae	6
Pedetidae	2
Peramelidae	21
Petauridae	12
Petromuridae	1
Phalangeridae	26
Phascolarctidae	1
Phocidae	19
Phocoenidae	7
Phyllostomidae	185
Physeteridae	3
Pitheciidae	45
Platacanthomyidae	2
Platanistidae	1
Potoroidae	13
Prionodontidae	2
Procaviidae	5

	Procyonidae	14
	Prolagidae	1
	Proterotheriidae	1
	Pseudocheiridae	19
	Pteropodidae	189
	Ptilocercidae	1
	Rhinocerotidae	9
	Rhinolophidae	74
	Rhinopomatidae	4
	Sciuridae	280
	Solenodontidae	3
	Soricidae	389
	Spalacidae	21
	Stegodontidae	3
	Suidae	21
	Tachyglossidae	6
	Talpidae	42
	Tapiridae	8
	Tarsiidae	10
	Tarsipedidae	1
	Tayassuidae	7
	Tenrecidae	36
	Thryonomyidae	2
	Thylacinidae	1
	Thylacoleonidae	1
	Thylacomyidae	2
	Thyropteridae	5
	Toxodontidae	3
	Tragulidae	10
	Trichechidae	3
	Tupaiidae	19
	Ursidae	13
	Vespertilionidae	390
	Viverridae	33
	Vombatidae	6
	Ziphiidae	21
Anfíbios	Allophrynidae	3
	Alsodidae	29
	Alytidae	11
	Ambystomatidae	32
	Amphiumidae	3
	Arthroleptidae	147
	Ascaphidae	2
	Batrachylidae	15
	Bombinatoridae	10
	Brachycephalidae	53

Brevicipitidae	34
Bufoidea	588
Caeciliidae	42
Calyptocephalellidae	4
Centrolenidae	153
Ceratobatrachidae	89
Ceratophryidae	12
Ceuthomantidae	4
Chikilidae	4
Conrauidae	6
Craugastoridae	116
Cryptobranchidae	3
Cycloramphidae	37
Dendrobatidae	299
Dermophiidae	14
Dicamptodontidae	4
Dicroglossidae	185
Eleutherodactylidae	207
Heleophrynidae	6
Hemiphractidae	102
Hemisotidae	9
Herpeliidae	9
Hylidae	945
Hylodidae	42
Hynobiidae	60
Hyperoliidae	224
Ichthyophiidae	54
Indotyphlidae	21
Leiopelmatidae	4
Leptodactylidae	202
Mantellidae	206
Megophryidae	181
Microhylidae	538
Myobatrachidae	132
Nasikabatrachidae	1
Nyctibatrachidae	28
Odontobatrachidae	1
Odontophrynidae	48
Pelobatidae	4
Pelodytidae	3
Petropedetidae	23
Phrynobatrachidae	88
Pipidae	33
Plethodontidae	440
Proteidae	6
Ptychadenidae	52

Pyxicephalidae	79
Ranidae	364
Ranixalidae	10
Rhacophoridae	368
Rhinatreumatidae	11
Rhinodermatidae	3
Rhinophrynidae	1
Rhyacotritonidae	4
Salamandridae	103
Scaphiopodidae	7
Scolecophoridae	6
Siphonopidae	25
Sirenidae	4
Sooglossidae	4
Strabomantidae	606
Telmatobiidae	62
Typhlonectidae	13

NOTA: Alguns ajustes foram feitos de modo a conciliar a árvore de Qian & Zhang (2014) e The Plant List (2013), o que levou a dois conjuntos de dados alternativos, indicados como arranjos taxonômicos “dividido” e “agregado”.

ANEXO 2 – ARTIGO PUBLICADO RESULTANTE DA PESQUISA DO PRESENTE PROJETO

Received: 13 August 2019 | Revised: 8 January 2020 | Accepted: 20 January 2020
DOI: 10.1111/jzs.12379



SHORT COMMUNICATION



WILEY

The phylogenetic signal of diversification rates

Fernanda S. Caron | Marcio R. Pie

Departamento de Zoologia, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, Brazil

Correspondence
Marcio R. Pie, Departamento de Zoologia, Universidade Federal do Paraná, C.P. 19020, 81531-990 Curitiba, PR, Brazil.
Email: marcio.pie@gmail.com

Funding information
Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico, Grant/Award Number: 301636/2016-8

Abstract

Hypotheses to explain the causes of diversity gradients have increasingly focused on the factors that actually change species numbers, namely speciation, extinction and dispersal. A common assumption of many of these hypotheses is that there should be phylogenetic signal in diversification rates, yet this assumption has rarely been tested explicitly. In this study, we compile a large data set including 328,219 species of plants, mammals, amphibians and squamates to assess the level of phylogenetic signal in their diversification rates. Significant phylogenetic signal was detected in all data sets, except for squamates, suggesting not only that closely related clades indeed might share similar diversification rates, but also that the level of phylogenetic signal might vary considerably between them. Moreover, there were intriguing differences among taxa in the rate of decay in phylogenetic autocorrelation over time, underscoring the existence of taxon-specific patterns of phylogenetic autocorrelation. These results have important implications for the development of more realistic models of species diversification.

KEYWORDS

diversity gradients, extinction, niche conservatism, speciation

1 | INTRODUCTION

A major property of life on Earth is its uneven distribution, both in space and among lineages. Geographically, species richness tends to be concentrated at lower latitudes (Hillebrand, 2004; Willig, Kaufmann, & Stevens, 2003), a trend that has been present during intervals of the Palaeozoic and over the past 30 million years (Mannion, Upchurch, Benson, & Goswami, 2014). Interestingly, substantial differences in species richness can occur in similar environments (also known as "diversity anomalies" sensu Ricklefs & Latham, 1993), such as the difference in species richness between mangrove communities in the Indo-West Pacific and the Atlantic/Caribbean regions (Ricklefs & Latham, 1993) and the greater diversity within disjunct genera of angiosperms in eastern Asia compared to eastern North America (Qian & Ricklefs, 2000). Taxonomically, some clades often account for a disproportionately large share of the species richness in any given taxon, such as Phyllostomidae among bats

(Jones, Bininda-Emonds, & Gittleman, 2005), beetles among insects (Farrell, 1998) and angiosperms among plants (Davies et al., 2004). On the other hand, some clades remain as ancient, species-poor relicts, such as *Amborella trichopoda* (Baill.), the sister group to all other flowering plants, and *Mastotermes darwiniensis* (Froggatt, 1897), the sister group to all other termites (Grandcolas, Nattier, & Trewick, 2014; see also Pie & Feitosa, 2016). Although understanding these discrepancies is a major theme in evolutionary biology, only recently have studies focused on hypotheses that are explicitly based on the mechanisms that actually change species numbers, namely speciation, extinction and dispersal (Ricklefs, 2006; Wiens, Graham, Moen, Smith, & Reeder, 2006).

A common approach to the study of lineage diversification is the use of equal rates Markov (ERM) models, under which instantaneous rates of diversification (speciation minus extinction) are equal for all lineages within an evolving clade (Heard & Mooers, 2002). Due to stochastic variation in realized diversification rates,

Contributing author: Fernanda S. Caron (fernandesousacaron@gmail.com)

ERM models can lead to trees of many shapes and sizes (Heard & Mooers, 2002), which emulate a variety of patterns found in real clades (Mooers & Heard, 1997). However, an important limitation of ERM models is that they show considerably less variation in richness among clades than what is found in real phylogenies (see Heard and Mooers (2002) and included references). Such discrepancy could be ameliorated by allowing for speciation rates to evolve over time and with the ensuing differences being inherited by the descending lineages (Heard, 1996), yet this mechanism has rarely been tested with real data sets. Harvey, Nee, Mooers, and Partridge (1991) first assessed this possibility by examining whether the shorter of two branches descended from a single common ancestor tends in turn to lead to shorter descendent branches ("branch-length heritability") and found significant evidence for this effect based on the avian phylogeny of Sibley and Ahlquist (1990). The only additional study to test for branch-length heritability was carried out by Savolainen, Heard, Powell, Davies, and Mooers (2002) and showed similar results for bacteria, fungi, orchids, monocots and angiosperms. Although these results are suggestive, they only take into account minimal information about the tree and ignore the species richness associated with each terminal in the studied phylogenies. In this study, the hypothesis of phylogenetic signal in diversification rates is tested using a rigorous, model-based method. Strong

evidence for phylogenetic signal was detected in all data sets, which could suggest that the inheritance of diversification rates might be a general phenomenon.

2 | MATERIALS AND METHODS

Information on phylogenetic relationships and species richness was compiled for seed plants, mammals, squamates and amphibians, with the combined analyses involving over 329,737 species. Relationships between plant families were obtained from Qian and Zhang (2014), which itself was based on previous efforts (Davies et al., 2004; Zanne et al., 2014), whereas species richness data were based on The Plant List (2013). There were slight inconsistencies between their respective taxonomies, but sensitivity analyses indicate that these differences would not affect our conclusions. Mammal phylogenetic relationships and species richness data were obtained from Bininda-Emonds et al. (2007). Amphibian phylogenetic relationships and species richness data were based on Jetz and Pyron (2018). Finally, phylogenetic relationships and species richness of squamate families were obtained from Tonini, Beard, Ferreira, Jetz, and Pyron (2016). Species richness data are provided in Data S1.

FIGURE 1 Phylogenetic distribution of diversification rates in plants, mammals, squamates and amphibians. Rates were rescaled to a maximum of 1 to facilitate visualization. Tree tips correspond to families, and bars to the right represent diversification rates

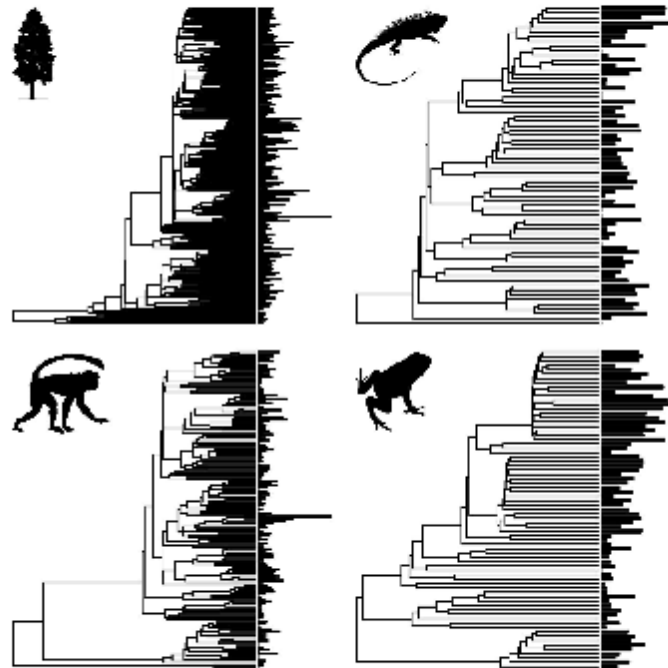


TABLE 1 Estimates of phylogenetic signal of diversification rates based on Pagel's λ

Taxon	Total number of species	λ	logL	logL
Amphibia	7,238	0.61 (0.53–0.70)	179.5505 (172.3845/187.4458)	186.197 (179.4412/193.1349)
Mammalia	5,832	0.52 (0.43–0.60)	191.6083 (136.1059/217.8352)	196.0943 (141.5353/221.7816)
Tracheophytes	305,394	0.47 (0.48–0.46)	646.8349 (633.0166/660.6532)	674.8261 (660.309/689.3432)
Squamata	9,755	0.01 (0.0001–0.20)	146.0269 (136.9104/155.6151)	146.024 (136.9094/155.6143)

Note: In the case of mammals, estimates were repeated for each of 1,000 post-burnin topologies and parameter estimates and likelihoods are provided as means, followed by 95% credibility intervals in parentheses.

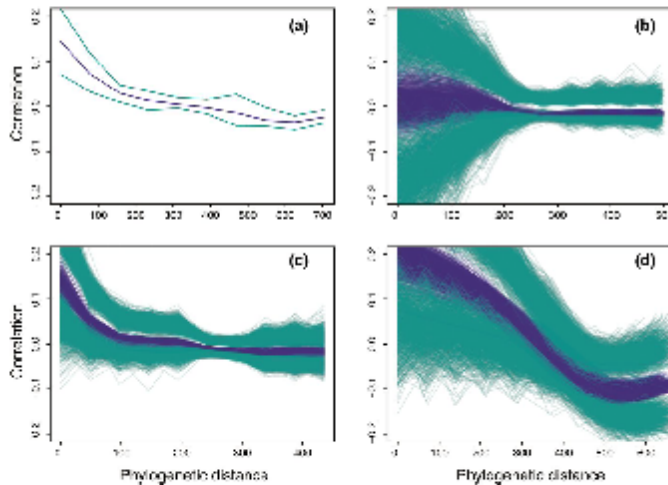


FIGURE 2 Correlograms indicating the level of phylogenetic autocorrelation of diversification rates in plants (a), mammals (b), squamates (c) and amphibians (d). Blue lines correspond to the estimated autocorrelation, whereas green lines indicate upper and lower confidence intervals. Different lines indicate estimates based on alternative underlying topologies. See text for details

In each data set, the tree was pruned so that only one representative of each family was present. The corresponding diversification rate was estimated by the natural logarithm of the current number of species in each taxon, divided by its respective stem age (Magallon & Sanderson, 2001; Raup, 1985). This procedure assumes that the extinction rate is zero, which is definitely not true, yet it should provide a reasonable first approximation, particularly given the inherent difficulties in estimating extinction rates. The extent of phylogenetic signal in the data set was assessed using the λ parameter of Pagel (1999) and tested using likelihood ratio tests using the PHYTOOLS 0.6–60 package (Revell, 2012) in R 3.5.3 (R Core Team, 2019). In addition, we calculated how phylogenetic autocorrelation varied over evolutionary time in the studied taxa by computing correlograms based on Moran's I , as implemented in the phyloCorrelogram function in the PHYLOSIGNAL 1.3 package (Keck, Rimet, Bouchez & Franc, 2016) in R 3.5.3 (R Core Team, 2019). Given that a larger sample of possible topologies were available in the case of mammals, squamates and amphibians, the entire process was repeated for each of 1,000 trees in each analysis. It is important to note that each estimate of net diversification rate is not instantaneous but rather an average across the whole terminal branch. Although violation of this assumption might potentially

lead loss of accuracy in our estimates, the resulting effects are unlikely to change our conclusions.

3 | RESULTS AND DISCUSSION

There was considerable variation in diversification rates among lineages (Figure 1), with statistically significant support for phylogenetic signal in diversification rates in all data sets, except for Squamata (Table 1). The highest value for λ was found in amphibians ($\lambda = 0.61$), whereas the lowest was found in squamates ($\lambda = 0.01$; Table 1). Similar patterns were detected in the estimated correlograms, despite variation depending between topologies (Figure 2). These results are largely consistent with those by Harvey et al. (1991) for birds and Savolainen et al. (2002) for angiosperms, even though they used a completely different approach. Given that these results seem robust, one must wonder why should lineages show phylogenetically autocorrelated diversification rates. Savolainen et al. (2002) provided two classes of possible explanation. The first involves biogeographical factors: if long-distance dispersal is rare, habitat is generally heritable and may include conditions that might differentially promote diversification.

Alternatively, diversification rates might be influenced by traits in the species themselves, such as mutation rates (Lanfear, Ho, Love, & Bromham, 2010) and range sizes (Waldron, 2007). Discriminating the relative contributions of these two classes of mechanism is challenging, particularly given that the analytical tools to carry out this kind of task have only become available recently (e.g. Freckleton & Jetz, 2009). In addition, it is important to note that phylogenetically patterned extinction might also contribute to the observed patterns. For instance, current extinction risk has been recently demonstrated to be influenced by phylogenetic history in amphibians (Corey & Waite, 2008) and birds (Thomas, 2008, but see Jetz et al. 2014), but not in felids (Diniz-Filho, 2004). These alternative mechanisms are particularly relevant given the considerable variation in phylogenetic signal between taxa (Figures 1 and 2). Discriminating "intrinsic" and "extrinsic" explanations for phylogenetic autocorrelation in speciation and extinction rates is certainly a major challenge for future studies.

An important implication for the results of the present study is related to the possibility of species sorting or clade-level selection (Eldredge, 1989; Stanley, 1975; Vrba, 1984; See Rabosky and McCune (2010) for a review). In particular, differences among clades in their propensity to speciate or go extinct are a prerequisite for evolution above the species level (Williams, 1992). As new and more comprehensive phylogenies become increasingly available, it will be possible to investigate the temporal scale in which phylogenetic autocorrelation in diversification is detected, as well as to develop more mechanistic models of lineage diversification.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank A. L. S. Meyer and two anonymous reviewers for valuable comments on this manuscript. This work was partially funded by a grant from CNPq (301636/2016-8).

ORCID

Fernanda S. Caron  <https://orcid.org/0000-0002-1884-6157>
 Marcio R. Pie  <https://orcid.org/0000-0002-2949-4871>

REFERENCES

- Bininda-Emonds, O. R., Cardillo, M., Jones, K. E., MacPhee, R. D., Beck, R. M., Grenyer, R., ... Purvis, A. (2007). The delayed rise of present-day mammals. *Nature*, 446, 507–512. <https://doi.org/10.1038/nature05634>
- Corey, S. J., & Waite, T. A. (2008). Phylogenetic autocorrelation of extinction threatening globally imperiled amphibians. *Diversity and Distributions*, 14, 614–629. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2007.00448.x>
- Davies, T. J., Barraclough, T. G., Chase, M. W., Soltis, P. S., Soltis, D. E., & Savolainen, V. (2004). Darwin's abominable mystery: Insights from a supertree of the angiosperms. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 101, 1904–1909. <https://doi.org/10.1073/pnas.0308127100>
- Diniz-Filho, J. A. F. (2004). Phylogenetic autocorrelation analysis of extinction risks and the loss of evolutionary history in Felidae (Carnivora: Mammalia). *Evolutionary Ecology*, 18, 273–282. <https://doi.org/10.1023/B:EVEC.0000035072.54176.5a>
- Eldredge, N. (1989). *Macroevolutionary dynamics: Species, niches, and adaptive peaks*. New York, NY: McGraw-Hill.
- Farrell, B. D. (1998). "Inordinate fondness" explained: Why are there so many beetles? *Science*, 281, 555–559. <https://doi.org/10.1126/science.281.5376.555>
- Freckleton, R. P., & Jetz, W. (2009). Space versus phylogeny: Disentangling phylogenetic and spatial signals in comparative data. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276, 21–30. <https://doi.org/10.1098/rspb.2008.0905>
- Grandcolas, R., Nattier, R., & Trewick, S. (2014). Relict species: A relict concept? *Trends in Ecology and Evolution*, 29, 655–663. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2014.10.002>
- Harvey, P. H., Nee, S., Mooers, A. O., & Partridge, L. (1991). These hierarchical views of life: Phylogenies and metapopulations. In R. J. Berry, T. J. Crawford & G. M. Hewitt (Eds.), *Genes in ecology: The 33rd symposium of the British Ecological Society* (pp. 123–137). Oxford, UK: Blackwell Scientific.
- Heard, S. B. (1996). Patterns in phylogenetic tree balance with variable and evolving speciation rates. *Evolution*, 50, 2141–2148. <https://doi.org/10.2307/2410685>
- Heard, S. B., & Mooers, A. Ø. (2002). Signatures of random and selective mass extinctions in phylogenetic tree balance. *Systematic Biology*, 51, 889–897. <https://doi.org/10.1080/10635150290102591>
- Hillebrand, H. (2004). On the generality of the latitudinal diversity gradient. *The American Naturalist*, 163, 192–211. <https://doi.org/10.1086/381004>
- Jetz, W., & Pyron, R. A. (2018). The interplay of past diversification and evolutionary isolation with present imperilment across the amphibian tree of life. *Nature Ecology and Evolution*, 2, 850–858. <https://doi.org/10.1038/s41559-018-0455-9>
- Jetz, W., Thomas, G. H., Joy, J. B., Redding, D. W., Hartmann, K., & Mooers, A. O. (2014). Global distribution and conservation of evolutionary distinctness in birds. *Current Biology*, 24(9), 919–930.
- Jones, K. E., Bininda-Emonds, O. R., & Gittleman, J. L. (2005). Bats, clocks, and rocks: Diversification patterns in Chiroptera. *Evolution*, 59, 2243–2255. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2005.tb00932.x>
- Keck, F., Rimet, F., Bouchez, A., & Franc, A. (2016). phylSignal: an R package to measure, test, and explore the phylogenetic signal. *Ecology and Evolution*, 6(9), 2774–2780.
- Lanfear, R., Ho, S. Y. W., Love, D., & Bromham, L. (2010). Mutation rate is linked to diversification in birds. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 107, 20423–20428. <https://doi.org/10.1073/pnas.1007886107>
- Magallon, S., & Sanderson, M. J. (2001). Absolute diversification rates in angiosperm clades. *Evolution*, 55, 1762–1780. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2001.tb00826.x>
- Mannion, P. D., Upchurch, P., Benson, R. B., & Goswami, A. (2014). The latitudinal biodiversity gradient through deep time. *Trends in Ecology and Evolution*, 29, 42–50. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2013.09.012>
- Mooers, A. Ø., & Heard, S. B. (1997). Inferring evolutionary process from phylogenetic tree shape. *The Quarterly Review of Biology*, 72, 31–54. <https://doi.org/10.1086/419657>
- Pagel, M. (1999). Inferring the historical patterns of biological evolution. *Nature*, 401, 877–884. <https://doi.org/10.1038/44766>
- Pie, M. R., & Feitosa, R. M. (2016). Relictual ant lineages (Hymenoptera: Formicidae) and their evolutionary implications. *Myrmecological News*, 22, 55–58.
- Qian, H., & Ricklefs, R. E. (2000). Large-scale processes and the Asian bias in species diversity of temperate plants. *Nature*, 407, 180–182. <https://doi.org/10.1038/35025052>
- Qian, H., & Zhang, J. (2014). Using an updated time-calibrated family-level phylogeny of seed plants to test for non-random patterns of life forms across the phylogeny. *Journal of Systematics and Evolution*, 52, 423–430. <https://doi.org/10.1111/jse.12086>

- R Core Team (2019). R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. Retrieved from <https://www.R-project.org/>
- Rabosky, D. L., & McCune, A. R. (2010). Reinventing species selection with molecular phylogenies. *Trends in Ecology and Evolution*, 25, 68–74. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.07.002>
- Raup, D. M. (1985). Mathematical models of cladogenesis. *Paleobiology*, 11, 42–52. <https://doi.org/10.1017/S0094837300011386>
- Revell, L. J. (2012). phytools: An R package for phylogenetic comparative biology (and other things). *Methods in Ecology and Evolution*, 3, 217–223. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2011.00169.x>
- Ricklefs, R. E. (2006). Evolutionary diversification and the origin of the diversity-environment relationship. *Ecology*, 87, 53–513. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[3:EDATOO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[3:EDATOO]2.0.CO;2)
- Ricklefs, R. E., & Latham, R. E. (1993). Global patterns of diversity in mangrove floras. In R. E. Ricklefs & D. Schlüter (Eds.), *Species diversity in ecological communities: Historical and geographical perspectives* (pp. 215–229). Chicago, IL: University of Chicago Press.
- Savolainen, V., Heard, S. B., Powell, M. P., Davies, T. J., & Mooers, A. Ø. (2002). Is cladogenesis heritable? *Systematic Biology*, 51, 835–843. <https://doi.org/10.1080/10635150290102537>
- Sibley, C. J., & Ahlquist, J. E. (1990). *Phylogeny and classification of birds: A case study in molecular evolution*. New Haven, CT: Yale University Press.
- Stanley, S. M. (1975). A theory of evolution above the species level. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 72, 646–650. <https://doi.org/10.1073/pnas.72.2.646>
- The Plant List (2013). Version 1.1. Retrieved from <http://www.theplantlist.org/> (accessed April 7, 2019).
- Thomas, G. H. (2008). Phylogenetic distributions of British birds of conservation concern. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 275, 2077–2083. <https://doi.org/10.1098/rspb.2008.0549>
- Tonini, J. F. R., Beard, K. H., Ferreira, R. B., Jetz, W., & Pyron, R. A. (2016). Fully-sampled phylogenies of squamates reveal evolutionary patterns in threat status. *Biological Conservation*, 204, 23–31. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.03.039>
- Urba, E. S. (1984). What is species selection? *Systematic Zoology*, 33, 318–328. <https://doi.org/10.2307/2413077>
- Waldron, A. (2007). Null models of geographic range size evolution reaffirm its heritability. *The American Naturalist*, 170, 221–231. <https://doi.org/10.1086/518963>
- Wiens, J. J., Graham, C. H., Moen, D. S., Smith, S. A., & Reeder, T. W. (2006). Evolutionary and ecological causes of the latitudinal diversity gradient in hylid frogs: Treefrog trees unearth the roots of high tropical diversity. *The American Naturalist*, 168, 579–596. <https://doi.org/10.1086/507882>
- Williams, G. C. (1992). *Natural selection: Domains, levels, and challenges*. New York, NY: Oxford University Press.
- Willig, M. R., Kaufmann, D. M., & Stevens, R. D. (2003). Latitudinal gradients of biodiversity: Pattern, process, scale and synthesis. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 34, 273–309. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.34.012103.144032>
- Zanne, A. E., Tank, D. C., Cornwell, W. K., Eastman, J. M., Smith, S. A., FitzJohn, R. G., ... Beaulieu, J. M. (2014). Three keys to the radiation of angiosperms into freezing environments. *Nature*, 506, 89–92. <https://doi.org/10.1038/nature12872>

SUPPORTING INFORMATION

Additional supporting information may be found online in the Supporting Information section at the end of the article.

Data S1. Species richness of clades within each studied taxon.

How to cite this article: Caron FS, Pie MR. The phylogenetic signal of diversification rates. *J Zool Syst Evol Res*. 2020;58:1432–1436. <https://doi.org/10.1111/jzs.12379>